

Université de Montréal

**L'utilisation de l'hallux par le jeune macaque rhésus
transporté par sa mère et ses implications quant aux coûts
de la bipédie humaine**

par Cécile Marcoz-Fellay

Département d'anthropologie
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté
en vue de l'obtention du grade de
M.Sc. en anthropologie

Décembre 2016

© Cécile Marcoz-Fellay, 2016

Université de Montréal

Ce mémoire intitulé :

**L'utilisation de l'hallux par le jeune macaque rhésus
transporté par sa mère et ses implications quant aux coûts
de la bipédie humaine**

Présenté par :

Cécile Marcoz-Fellay

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Bernard Chapais
Président-rapporteur

Michelle Drapeau
Directrice de recherche

Constance Dubuc
Membre du jury

Résumé

L'hallux de l'humain (plus couramment appelé gros orteil) est aujourd'hui aligné avec les autres orteils ce qui rend son opposition aux autres orteils impossible. Il a été proposé que la perte de l'opposabilité de l'hallux, chez les premiers hominines, aurait mené à une augmentation des coûts liés à la maternité, due à l'obligation de transporter activement les juvéniles lors de longs trajets (Tanner & Zihlman 1976 ; Wall-Sheffler 2007 ; Watson et al. 2008). Cela suggère que l'*Australopithecus afarensis* devait transporter activement son juvénile car il ne pouvait pas se maintenir par lui-même lors des transports.

Mon étude propose de vérifier cette hypothèse en déterminant si un primate juvénile a besoin de son hallux pour s'accrocher au poil de sa mère. Les deux hypothèses de ce travail sont donc les suivantes : L'abduction de l'hallux est nécessaire à la préhension du poil d'un porteur (généralement la mère) par les jeunes macaques et l'abduction de l'hallux n'est pas nécessaire à la préhension du poil d'un porteur (généralement la mère) par les jeunes macaques lors des transports.

L'observation de vidéos de dyades mère/enfant de macaques rhésus vivant en liberté à *Cayo Santiago* (Costa Rica) filmées sur une période de cinq mois, tend à supporter mon hypothèse. En effet, les résultats de mon étude montrent que les macaques rhésus sont capables de s'accrocher, et se maintenir, par eux-mêmes à leur mère durant les transports sans se servir de leur hallux.

Il serait cependant nécessaire de compléter cette étude par des recherches supplémentaires pour inférer avec plus de confiance ce type de comportement à l'*A. afarensis*.

Mots-clés : *Australopithecus afarensis*, bipédie, hallux, macaque rhésus

Abstract

The human hallux (more commonly called big toe) is now aligned with the other toes, which makes its opposition to other toes impossible. It has been proposed that the loss of opposability of the hallux in early hominins would have led to increase the energetic costs related to maternity, due to the obligation to carry juveniles actively (Tanner & Zihlman 1976; Wall-Sheffler 2007, Watson et al. 2008).

This implies that *Australopithecus afarensis* juveniles had to be actively transported instead of grasping their mother's hair. My study proposes to test whether a juvenile primate needs its hallux to cling to the hair of its mother. The two hypotheses of this work are as follows: The abduction of the hallux is essential for the grasping of the hair of a carrier (usually the mother) by the young macaques and the abduction of the hallux is not necessary for the grasp of the hair of a carrier (usually the mother) by young macaques during transport.

Videos of mother/child dyads of rhesus macaques are used in this study to evaluate the use of the hallux in juveniles being carried. The macaques are from a free-range colony in Cayo Santiago, Costa Rica, and they were filmed over a 5-month period. Results tend to support my hypothesis. Indeed, rhesus macaques are able to cling and maintain themselves on their mother during transport without using their hallux.

It would, however, be necessary to supplement this study with further research in order to infer this type of behavior in *A. afarensis*.

Keywords : *Australopithecus afarensis*, Bipedalism, Hallux, Rhesus macaque

Table des matières

Résumé	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures	vi
Remerciements.....	vii
Introduction.....	1
Cadre théorique.....	4
L’opposabilité de l’hallux de l’ <i>Australopithecus afarensis</i>	5
L’ <i>Australopithecus afarensis</i> avait-il des poils ?	5
Le choix du macaque comme sujet de recherche.....	6
Matériel et méthode.....	8
Description du matériel de recherche	8
Méthodes.....	9
Analyses des données	21
Analyses statistiques.....	23
Résultat	25
Statistiques descriptives de l’utilisation de l’hallux.....	25
Analyses statistiques de l’implication de l’hallux.....	26
Statistiques descriptives de l’utilisation du pouce	29
Analyses statistiques de l’implication du pouce	30
Discussion.....	32
Interprétation des tests statistiques concernant l’implication de l’hallux.....	32
Interprétation des tests statistiques concernant l’implication du pouce	36
La coopération de la mère.....	36

L'abduction de l'hallux mais pas seulement.....	37
Implication pour l' <i>Australopithecus afarensis</i>	39
Les limites de l'étude	41
L'implication de l'hallux	41
Concernant le choix de l'espèce.....	42
L'implication de la mère.....	43
La durée des transports	44
Conclusion	45
Bibliographie	47

Liste des tableaux

Tableau I: Récapitulatif des données de l'échantillon	20
Tableau II: Résumé des statistiques descriptives concernant l'hallux	25
Tableau III: Résultat du test-t pour échantillon unique « hallux impliqué » et « hallux non impliqué »	26
Tableau IV: Résultats du test-t pour échantillon unique « hallux impliqué » et « hallux non impliqué » à l'exclusion de la première catégorie d'âge et des dyades inconnues.....	27
Tableau V: Comparaison des différentes classes d'âges lorsque l'hallux n'est pas impliqué	27
Tableau VI: Résumé des statistiques descriptives concernant le pouce	30
Tableau VII: Tableau VII : Résultat du test-t pour échantillon unique « pouce impliqué » et « pouce non impliqué »	30
Tableau VIII: Résultat du test-t apparié pour « pouce impliqué » et « hallux impliqué »	31

Liste des figures

Figure 1: Face plantaire de l'hallux dans un plan parallèle à la face plantaire du pied...	12
Figure 2: Préhension avec présence d'un pli de peau témoignant qu'une force est exercée	13
Figure 3: Transport avec un hallux qui n'est pas en contact avec la peau de la mère.....	13
Figure 4: Préhension avec hallux en retrait de la face plantaire des autres orteils et aucun marqueur de force exercée visible	14
Figure 5: Interprétation concernant l'implication de l'hallux impossible.....	22
Figure 6: Implication de l'hallux parmi tout l'échantillon	26
Figure 7: Répartition du nombre d'observations selon la place du juvénile sur la mère tout âge confondu	28
Figure 8: Répartition du nombre d'observations selon la place du juvénile sur la mère chez les juvéniles de 10 semaines et plus	28
Figure 9: Implication de l'hallux lorsque le juvénile est positionné sous le ventre de la mère	29
Figure 10: Implication de l'hallux parmi tout l'échantillon.....	31
Figure 11: Juvénile en appui sur le dos de sa mère.....	34
Figure 12: Juvénile positionné sur le bas de la jambe de sa mère (60V)	35
Figure 13: Mère macaque rhésus transportant activement son juvénile	39
Figure 14 White & Suwa 1987, Longueur relative des phalanges parmi les primates d'après les données de Schultz 1963 et de la reconstruction du pied de Lucy effectuée par White & Suwa.....	43

Remerciements

Je souhaiterais remercier toutes les personnes qui m'ont permis de réaliser ce travail de mémoire :

Dr. Tara Mandalaywala ainsi que l'Université de Chicago pour m'avoir permis d'effectuer ma collecte de données à partir de leurs vidéos de macaque rhésus,

Dr. Constance Dubuc et Dr. Michelle Drapeau pour leur patience et pour leur précieuse aide. Merci pour tous les conseils et commentaires constructifs que vous avez eu la gentillesse d'apporter,

Les étudiants de premier cycle qui ont participé à ma collecte de données

Mes collègues de bureau, ainsi que JB et Luc, et tout particulièrement Emeline, qui m'ont d'une part permis de passer outre les petits problèmes techniques que j'ai pu rencontrer tout au long de mon travail mais aussi pour leur inconditionnel soutien moral,

Ma famille, mon mari et ma fille, mais aussi mes parents et ma belle famille sans qui je n'aurais jamais pu réaliser ce travail, un merci particulier à Bénédicte qui a pris le temps de relire mon travail,

Jean-Pierre qui m'a patiemment expliqué et réexpliqué les procédures administratives lors de mes moments d'inquiétudes.

Enfin, je souhaiterais remercier tout particulièrement les membres du jury Dr. Bernard Chapais, Dr. Constance Dubuc et Dr. Michelle Drapeau d'avoir accepté d'évaluer mon travail et pour les remarques pertinentes que vous avez apporté à ma recherche.

Introduction

Le passage à la bipédie a donné lieu à différentes adaptations morphologiques particulières aux pieds des hominines. Ceci n'est pas surprenant dans la mesure où le pied devient le seul élément qui entre directement en contact avec le sol. Il lui revient alors de gérer l'équilibre ainsi que la propulsion (Harcourt-Smith & Aiello, 2004). Un changement important réside dans le fait que l'hallux, plus couramment appelé gros orteil, s'aligne avec les autres orteils et perd, par conséquent, son opposabilité. Or, en perdant l'opposabilité du premier rayon, l'individu bipède perd également la capacité d'effectuer le mouvement de préhension du pied dont les autres primates sont capables.

L'hypothèse selon laquelle la perte de l'opposabilité de l'hallux aurait mené à une augmentation des coûts liés à la maternité, due à l'obligation de transporter activement les enfants lors de longs trajets, a déjà été proposée dans le milieu de la paléoanthropologie. C'est le cas notamment dans les travaux de Tanner & Zihlman (1976), Wall-Sheffler (2007) ainsi que Watson et collègues (2008). Pour valider ou infirmer cette hypothèse, il conviendrait de déterminer dans un premier temps si un primate juvénile a besoin de son hallux pour s'accrocher au poil de sa mère et ensuite dans quelle mesure il est capable de s'accrocher sans l'utiliser. Il s'agit de la problématique à laquelle je vais tenter de répondre ici.

En effet, tous les primates juvéniles ont une longue période de dépendance, exigeant ainsi d'être transportés par leur mère lors des déplacements. Il s'agit d'un comportement énergétiquement très coûteux pour les mères (Kramer, 1998), bien que cela reste cependant plus avantageux pour elles que de permettre aux juvéniles de se déplacer par eux-mêmes. En effet, les juvéniles ne sont pas encore en mesure de parcourir leur trajet de façon efficace, soit sans détour. Si les mères laissaient leurs petits marcher seuls, elles seraient donc contraintes de les suivre et perdraient beaucoup plus d'énergie (Altmann & Samuels, 1992). Or, à l'exception du colobe vert qui transporte habituellement les juvéniles en se servant de la gueule, le transport des juvéniles chez les singes et les grands singes se fait généralement en s'accrochant au poil de leur mère (Ross, 2001). Ce n'est pas le cas chez l'humain.

Par conséquent si tous les primates actuels, hormis l'humain, ont cette capacité d'opposition de l'hallux du pied à des degrés plus ou moins élevés, et que la grande majorité de ces primates juvéniles s'accrochent au poil de leur transporteur lors de déplacements, il semble raisonnable de penser que l'opposabilité de l'hallux est une condition nécessaire à ce type de comportement. Si tel est le cas, alors la perte de l'opposabilité de l'hallux chez les hominines aurait nécessairement entraîné la perte de la capacité de s'accrocher à un porteur lors des transports. Il serait donc légitime d'inférer que l'alignement de l'hallux avec les autres orteils aurait engendré une augmentation des coûts liés à la maternité puisque la mère serait alors contrainte de transporter ses enfants en les portant de façon plus active. Nous pourrions ainsi considérer que le passage à la bipédie a été la source d'une importante augmentation des coûts énergétiques liés à la maternité. Si toutefois l'hallux n'était pas nécessaire lors du transport des juvéniles, alors nous pourrions en déduire que les coûts liés au transport du juvénile dus à la bipédie n'ont peut-être pas augmenté de façon significative pour la mère.

Même si nous avons aujourd'hui plusieurs hypothèses concernant l'apparition de la bipédie, nous ne connaissons pas encore les pressions sélectives exactes ayant mené à l'évolution de ce comportement et aucune de ces hypothèses n'a encore été validée de façon satisfaisante. Déterminer l'importance des coûts associés à l'évolution de la bipédie est un passage important pour comprendre les pressions sélectives qui ont été exercées sur le comportement. En effet, plus l'apparition du comportement est associée à des coûts élevés, plus cela signifie que les pressions sélectives ont été fortes.

Les hypothèses principales de ce travail sont les suivantes :

- L'abduction de l'hallux est nécessaire à la préhension du poil d'un porteur (généralement la mère) par les jeunes macaques
- L'abduction de l'hallux n'est pas nécessaire à la préhension du poil d'un porteur (généralement la mère) par les jeunes macaques lors des transports.

Si la seconde hypothèse est supportée, infirmant par conséquent la première, alors le coût énergétique impliqué lors du transport des juvéniles par leur mère ne devrait pas avoir significativement augmenté puisqu'elles ne devraient pas avoir à investir particulièrement plus

d'effort dans le comportement.

Je testerai ces hypothèses à travers l'observation morphologique de macaques rhésus. Il est important de souligner que cette recherche n'a aucunement la prétention d'établir une analyse comportementale du transport chez les macaques rhésus. Il s'agit d'une analyse uniquement morphologique, ayant pour objectif de mettre en lumière une capacité physique.

Dans ce but, j'ai établi un protocole prenant en compte les facteurs pouvant influencer l'utilisation de l'hallux. La position de l'hallux dans la prise du poil ainsi que la position du tronc de la mère et de l'enfant sur la mère, car selon le degré d'inclinaison du tronc ou l'endroit sur lequel le juvénile se place, celui-ci pourrait avoir besoin de sécuriser sa prise plus fermement lorsqu'il s'accroche. C'est également le cas selon le nombre de membres avec lesquels le juvénile s'agrippe. Par ailleurs, le type d'activité pourrait influencer la préhension, par exemple si la mère est en mouvement ou non. L'identité du porteur, son attitude et lequel d'entre eux a initié le comportement sont des facteurs comportementaux qui pourraient influencer la façon dont s'accroche le juvénile dans la mesure où : il pourrait être moins à l'aise avec un porteur qui ne serait pas sa mère, ou avoir de la difficulté à se maintenir en place si le porteur n'est pas coopératif ou si le porteur a initié le comportement alors que le juvénile n'y était pas préparé.

J'ai par ailleurs complété mon étude en effectuant une collecte de données de 70 observations de l'utilisation du pouce afin d'effectuer un test de corrélation entre l'utilisation de l'hallux et du pouce. On pourrait en effet raisonnablement penser que, lorsque l'hallux n'est pas impliqué, le juvénile pourrait avoir besoin de sécuriser sa prise en utilisant son pouce. Ainsi, une corrélation positive entre la non utilisation de l'hallux et l'utilisation du pouce devrait être observable.

Cadre théorique

Mon sujet de recherche touche un débat encore sensible en paléanthropologie qui est l'apparition de la bipédie. Déterminer quel est le premier hominine à avoir été parfaitement bipède est une question pour laquelle il faudra sans doute encore des années avant de parvenir à un consensus. Actuellement, le premier hominine fossile retrouvé présentant les changements morphologiques reliés à l'apparition d'une bipédie spécialisée et pour qui les marques d'une bipédie habituelle et exclusive lorsque terrestre sont bien documentées est l'*Australopithecus afarensis*. Il s'agit d'un hominine qui vivait il y a entre 3.8 et 2.9 millions d'années en Ethiopie, au Kenya, en Tanzanie et possiblement au Tchad (Haile-Selassie, 2016).

En se basant sur les restes fossiles retrouvés jusqu'ici ainsi que sur les traces de Laetoli¹, une partie des paléanthropologues estime que la morphologie du pied d'*A. afarensis* était adaptée uniquement à un mode de locomotion bipède (Berge, Penin, & Pellé, 2006; Day & Wickens, 1980; Latimer & Lovejoy, 1990; Latimer & Lovejoy, 1990; Leakey & Hay, 1979; Tuttle, Webb, Weidl, & Baksh, 1990; Tuttle, Webb, & Baksh, 1991; White & Suwa, 1987). D'autres estiment quant à eux que les changements morphologiques qui sont observables ne doivent pas être interprétés comme signifiant forcément une locomotion uniquement bipède (Deloison, 1992; 2004; Duncan, Kappelman, & Shapiro, 1994; Stern & Susman, 1983; Susman, 1983) et que l'espèce avait retenu une importante composante arboricole à son répertoire locomoteur.

Dans le cadre de ma recherche, il n'est pas essentiel de déterminer laquelle de ces principales théories est correcte. L'important, en effet, est que tous les auteurs reconnaissent l'apparition de changements morphologiques au niveau du pied et particulièrement au niveau du gros orteil chez cette espèce et que même les plus sceptiques reconnaissent au moins un début de l'alignement du gros orteil. Ce serait par conséquent la première espèce à présenter au moins

¹ Un site datant de 3.6 millions d'années au nord de la Tanzanie sur lequel on trouve des traces de pas notamment d'individus bipèdes que l'on attribue, selon les auteurs, à l'*Australopithecus afarensis*, fossilisées dans de la cendre volcanique

une diminution de la capacité d'opposabilité de l'hallux et donc de préhension du pied.

L'opposabilité de l'hallux de l'*Australopithecus afarensis*

S'il paraît donc aujourd'hui indéniable pour la grande majorité des chercheurs que l'hallux d'*A. afarensis* était aligné avec les quatre autres orteils, au moins partiellement, la question qui divise encore les paléoanthropologues est le degré d'abduction dont ces hominines étaient capables.

Lovejoy et Latimer (1990) ont démontré que la morphologie du pied d'*A. afarensis* avait déjà subi de nombreux changements liés à la bipédie et que ses articulations métatarso-phalangiennes ne permettaient pas une plus grande flexion plantaire que l'humain moderne, ce qui suggère qu'il était incapable de préhension. L'orientation de l'articulation distale du cunéiforme médial est ce qui détermine la capacité d'abduction de l'hallux. Plusieurs chercheurs ont observé que la morphologie du pied d'*A. afarensis* avait un hallux incapable d'opposition (Gebo, 1992; Latimer & Lovejoy, 1990; Latimer & Lovejoy, 1990; McHenry & Jones, 2006; White & Suwa, 1987).

Berillon (1999) cependant, tout comme Deloison (1992) et Tobias (1998), suggère que l'*A. afarensis* aurait maintenu un certain degré d'abduction de l'hallux en position neutre. Cela reste toutefois un degré d'abduction inférieur à celui des grands singes africains.

Bien que mon travail concerne tous les hominines fossiles présentant soit une réduction, soit la perte totale de l'opposabilité de l'hallux, c'est essentiellement à l'*A. afarensis* que je tenterai d'appliquer les résultats de mes recherches dans la mesure où il s'agit du premier hominine pour lequel une modification de l'orientation et de la capacité de préhension de l'hallux est affirmée.

L'*Australopithecus afarensis* avait-il des poils ?

Un autre débat paléoanthropologique auquel ma recherche est confrontée est la question des poils. *A. afarensis* avait-il encore un pelage permettant à son juvénile de s'accrocher à sa mère ? En effet, si le juvénile n'est plus capable de s'accrocher par lui-même à sa mère chez l'humain moderne, c'est aussi parce qu'il n'est pas en mesure de s'accrocher à

du poil. Il convient donc de déterminer si l'*A. afarensis* avait une pilosité suffisante pour offrir une prise à laquelle les juvéniles pouvaient se maintenir lors des transports.

Dans la mesure où les poils ne se fossilisent pas et qu'il n'en reste plus aucune trace de nos jours, il n'est pas possible de connaître avec certitude la réponse à cette question. Même s'il existe plusieurs études anthropologiques qui se sont concentrées sur la raison de la perte des poils des hominines, mes recherches m'ont montré qu'il n'existe presque pas de littérature sur la pilosité de l'*A. afarensis* en particulier.

Selon Wheeler (1984) l'explication la plus acceptée est actuellement que la perte des poils permet de dissiper la chaleur et serait étroitement associée à l'apparition de la bipédie. L'auteur répertorie cependant plusieurs autres théories proposées, mais moins acceptées, telles qu'une sélection sexuelle ou le soulagement des infestations de parasites externes (Morris, 1967) même la conséquence d'un mode de vie plus aquatique (Hardy, 1960). Selon David-Barrett et Dunbar (2016) qui se basent les travaux de Wheeler (1984) et de Ruxton & Wilkinson (2011), il est très probable que la perte de la pilosité ne soit apparue qu'à l'arrivée du genre *Homo* il y a environ 2 millions d'années, donc bien après l'apparition de l'*A. afarensis*, en conjonction avec un allongement des jambes et une bipédie quasi identique à celle de l'humain actuel et à une expansion de la savane en Afrique de l'est.

Bien que la période de la perte de la pilosité ne soit pas clairement définie, il me semble donc raisonnable de partir du postulat que l'*A. afarensis* avait une pilosité suffisante pour permettre au juvénile de s'accrocher au poil de sa mère durant les transports.

Le choix du macaque comme sujet de recherche

Le choix d'effectuer mes observations sur les macaques rhésus semble tout à fait pertinent bien qu'il reflète davantage une contrainte technique qu'un choix délibéré. Tout d'abord parce que je disposais de vidéos sur leur comportement et que cela m'a permis d'obtenir un échantillon plus grand qu'il n'aurait été possible d'obtenir par observation directe dans les temps alloués. L'observation par vidéo me permet également de visualiser plusieurs fois une même scène et de faire des arrêts sur image ainsi que des agrandissements. D'autre part le

macaque est une espèce qui se prête bien à mon étude : tout d'abord leurs poils sont relativement courts et droits ce qui permet de repérer l'hallux dans la fourrure de la mère lorsque le juvénile est accroché, mais aussi parce qu'il s'agit d'une espèce terrestre chez qui le juvénile se place préférentiellement sous le ventre de la mère durant les transports.

Matériel et méthode

Description du matériel de recherche

Afin de tester mon hypothèse, je disposais d'environ 1530 vidéos de 50 couples mères-enfants de macaques rhésus (*Macacca mulatta*), qui m'ont été fournies par Dr. Tara Mandalaywala de l'Université de Chicago. La durée de chaque vidéo variait entre 5 et 35 minutes.

Les macaques rhésus sont des singes de l'Ancien Monde (catarrhiniens) qui vivent dans des groupes multimâles-multifemelles permanents (Dubuc, 2011) et que l'on trouve naturellement en Asie. Ils ont une reproduction saisonnière (Drickamer, 1974; Dubuc, 2011). Les mères macaques rhésus ne transportent d'ordinaire qu'un seul rejeton à la fois. Elles ne donnent en effet généralement naissance qu'à un seul juvénile par gestation et ce sont elles qui prennent en charge tous les soins associés au développement des enfants (Hinde & Spencer-Booth, 1967; Maestriperi & Hoffman, 2012). Les mères de haut rang peuvent donner naissance à des descendants chaque année et celles de rangs inférieurs pourront avoir des descendants tous les deux ans (Gomendio, 1990; Maestriperi & Hoffman, 2012). Concernant les juvéniles, la capacité de préhension des pieds et des mains est présente dès la naissance (Boothe & Sackett, 1975).

Toutes les vidéos ont été enregistrées dans la colonie de macaques rhésus de Cayo Santiago au large de Porto Rico. L'île est un centre de recherche géré par le Caribbean Primate Research Center de l'Université de Porto Rico sur laquelle vivent près de 1000 individus en semi-liberté, tous descendants d'un groupe d'environ 400 macaques rhésus importés d'Inde en 1938 (Rawlins & Kessler, 1986). L'île de Cayo Santiago est uniquement peuplée par cette espèce de primate et n'est accessible par l'homme que dans le cadre d'observations primatologiques.

Ces films ont été enregistrés sur une période d'un peu plus de 4 mois, entre le 10 août et le 19 décembre 2011, sur une base quasi quotidienne. Les dyades mères-enfants ont été suivies de façon focalisée très majoritairement durant des périodes de 30 minutes. Étant donné la reproduction saisonnière de l'espèce (Chapais, 1986), tous les juvéniles observés lors de mon

étude étaient d'âge similaire, ce qui m'a permis de prendre en considération la variabilité interindividuelle indépendamment de l'âge. L'échantillon de juvénile est composé de 22 femelles, 25 mâles et 3 inconnus.

Les dates de naissance ainsi que le sexe des juvéniles m'ont également été transmis pour 47 des 50 dyades afin que je sois en mesure de déterminer s'il existe un changement dans la façon de s'accrocher à la mère selon l'âge.

Ces séquences ont cependant été recueillies dans le cadre d'un projet tout à fait différent, et bien qu'elles se concentraient sur des dyades mère/enfant, elles ne se focalisaient pas sur les membres inférieurs. Les hallux ne sont donc pas toujours aisément observables. D'autre part, toutes les séquences ont été filmées avec la caméra « à l'épaule », soit en suivant les animaux à pied, en ne se servant jamais de trépied ou autres instruments qui auraient permis de stabiliser l'image alors que mes observations dépendaient essentiellement de la qualité de l'image. Par conséquent, la grande majorité des heures de vidéos dont je disposais n'étaient pas exploitable dans le cadre de mon étude.

Méthodes

J'ai établi un protocole s'adaptant efficacement à des observations morphologiques et permettant de récolter des données exploitables malgré le fait que je n'ai jamais été en mesure d'entrer en contact direct avec les animaux (Altmann, 1974; Martin, Bateson, & Bateson, 1993 ; communication personnelle Dr. Constance Dubuc et Camille Guillier). Des études morphologiques, basées uniquement sur des enregistrements vidéo, ont déjà été réalisées. Par exemple ; Sargis a étudié le comportement de préhension chez les Scandentiens qui sont des petits mammifères arboricoles (Sargis, 2001) et Youlatos a observé la fréquence de la préhension hallucale chez des *Caluromys philander* (opossum laineux) en captivité (Youlatos, 2008). Leurs observations ont cependant été faites dans de petits enclos et sur seulement quelques individus. Leur protocole est donc beaucoup plus restreint que le mien qui doit prendre en considération un bon nombre de facteurs environnementaux et comportementaux.

Pour déterminer si oui ou non l'hallux est impliqué lorsqu'un primate juvénile s'accroche à sa

mère, l'idée serait de tester la force exercée par l'hallux lors de la préhension pour chacune des différentes positions répertoriées durant les observations. Malheureusement, je n'avais accès à aucun élément me permettant de prendre de telles mesures.

Étant donné la nature de mon matériel de recherche, il m'est apparu que la méthode la plus adéquate était de dresser une liste des positions de préhension dans lesquelles l'hallux n'était pas impliqué. Toutes les positions ambiguës qui auraient demandé que l'on mesure la force exercée par l'hallux pour déterminer si l'opposabilité était réellement nécessaire ont donc été considérées comme non informatives.

Dans son étude sur l'évolution du pied humain, Morton (1924) identifie trois types principaux de préhension du pied chez les primates : l'« hallucial grasp », le « clinging or perching grasp » et le « suspension grasp ». L'« hallucial grasp » est décrit par Morton comme étant l'adduction du premier métatarse associé à une flexion conjointe de l'hallux et des autres orteils. L'action de flexion met alors en contact l'hallux avec les autres orteils. Il s'agit du type de préhension du pied le plus commun chez les primates (Morton, 1924), qui est très similaire à la préhension qui est faite au niveau des mains chez les primates, incluant les humains. C'est par conséquent un type de préhension que j'ai tenté d'identifier chez les macaques rhésus afin de déterminer si mon hypothèse selon laquelle l'hallux est essentielle lors du transport des macaques juvéniles pouvait être supportée.

Le « clinging or perching grasp » est un type de préhension qui nous intéresse moins dans cette étude puisqu'il est généralement utilisé chez les tarsiers et les petites formes de lémures (Morton, 1924). Il s'agit d'un type de préhension impliquant à la fois les cinq rayons ainsi que la paume.

Le « suspension grasp » en revanche est le type de préhension qui nous intéresse le plus. Il s'agit d'une préhension qui se fait uniquement en utilisant les quatre orteils latéraux, sans aucune implication de l'hallux (Morton, 1924). Selon Morton, ce type de préhension ne se fait que chez les orangs-outans et les atèles, tandis que chez les autres espèces, il ne se fait qu'au niveau des mains. Selon Gebo (1985) cependant, d'autres primates effectuent occasionnellement ce type de préhension, comme c'est le cas par exemple chez le *Varecia* et le *Lémur*. C'est donc ce type de préhension, n'utilisant que quatre orteils latéraux, que j'ai

tenté d'identifier chez les macaques rhésus juvéniles pour supporter ma seconde hypothèse proposant que l'hallux n'est pas absolument nécessaire lors du transport des juvéniles.

J'ai estimé par conséquent que l'hallux était impliqué lors des situations suivantes :

- La face plantaire de l'hallux se trouvait dans un plan parallèle à la face plantaire du pied, donc en face des autres doigts de pied. Dans la majorité des cas, le pied étant refermé par la prise, l'hallux n'était pas visible lorsqu'il était impliqué de cette façon. (Figure 1)

OU

- L'hallux était très éloigné du reste du pied, mais semblait pouvoir servir d'appui. C'est-à-dire qu'un pli de peau ou de poil était présent, témoignant qu'une force était exercée avec l'hallux (Figure 2).

Par conséquent, j'ai considéré que l'hallux n'était pas nécessaire dans la prise en main et le maintien du poil dans les situations suivantes :

- L'hallux n'était pas en contact avec la peau de la mère (Figure 3).

OU

- Sa position était en retrait de la face plantaire des autres orteils et aucune force ne semblait appliquée contre la peau de la mère ou contre la face plantaire du pied, c'est-à-dire qu'aucun pli de peau ou de poil ne témoignait d'une force exercée avec l'hallux. Il était cependant tout à fait probable qu'un pli de peau ou de poil montrant l'utilisation des quatre autres orteils soit présent (Figure 4).

En effet, dans ces positions, l'hallux ne pouvait ni servir à sécuriser la préhension du poil, ni aider à supporter le poids de l'animal. On peut par conséquent estimer qu'il n'était pas impliqué dans la préhension. Ce type de prise peut être associé au « suspension grasp » décrit par Morton (1924).

Les événements recherchés étaient les transports durant lesquels le juvénile était accroché à sa

mère. Le transport prenait fin à chaque fois que le juvénile se décrochait complètement de sa mère ou lorsque la mère s'asseyait (même si le juvénile restait accroché). Une seule observation de l'hallux pouvait être enregistrée par transport. Dans le cas où l'on voyait l'hallux à plusieurs reprises seule la première observation de qualité était prise en compte.



Figure 1: Face plantaire de l'hallux dans un plan parallèle à la face plantaire du pied



Figure 2: Préhension avec présence d'un pli de peau témoignant qu'une force est exercée



Figure 3: Transport avec un hallux qui n'est pas en contact avec la peau de la mère



Figure 4: Préhension avec hallux en retrait de la face plantaire des autres orteils et aucun marqueur de force exercée visible

En ce qui concerne la sélection du matériel de recherche, l'observation de l'intégralité des vidéos n'était pas possible dans le cadre d'un travail de maîtrise. Il a donc été nécessaire d'utiliser un échantillon des vidéos disponibles. La sélection des vidéos a donc été faite de la façon suivante :

- Toutes les vidéos étant organisées par jour d'observation sur le terrain, j'ai effectué l'observation de toutes les vidéos prises le même jour d'observation à Cayo Santiago mais j'ai choisi toutes les dates aléatoirement. Je l'ai cependant fait de façon méthodique, un mois après l'autre, afin de couvrir toutes les périodes d'âge des juvéniles.
- Si certaines vidéos, après deux minutes d'observation, paraissaient ne contenir aucun déplacement exploitable, je cessais le visionnement et me contentais de vérifier la situation à chaque tranche de 10 minutes. C'est le cas lorsque la mère et le juvénile se trouvaient dans un arbre et y restaient durant plusieurs minutes dès le début de la

vidéo. Il semblait, en effet, souvent peu probable qu'ils descendent en étant visibles par la caméra. Il en était de même, dans le cas d'une séance d'épouillage qui commençait en début de vidéo et qui semblait se prolonger durant de longues minutes. Si aucun transport n'était repéré, les vidéos concernées étaient alors supprimées des observations.

Dans la mesure où les résultats de mes observations ont été mis en rapport, non pas avec le temps total d'observation, mais avec le nombre de transports pour lesquels l'hallux était visible, le rejet de certaines vidéos semblant ne pas contenir de déplacements n'ont pas biaisé les résultats obtenus.

Toutes les autres vidéos ont été visualisées au complet. La vitesse accélérée (la vitesse dépend de la qualité de la vidéo) a été utilisée afin de repérer les déplacements effectués par des mères transportant leur juvénile. Lorsque repéré, chaque transport était observé image par image pour identifier la position de l'hallux du juvénile. Lorsque l'hallux était visible la séquence de transport était prise en note, selon les critères déterminés par le protocole d'observation détaillé plus bas, et un arrêt sur image était effectué pour accompagner la description. Aucune analyse définitive n'était réalisée à cette étape-ci de la collecte de données, mais une description du comportement était toutefois prise en note. Une catégorisation plus précise des différentes implications de l'hallux a été faite une fois l'intégralité des images recueillies.

Afin de garder une trace de toutes les observations et du nombre exact de transports effectués par chaque mère, les séquences de transports pendant lesquelles aucun hallux n'était visible ont également été sommairement documentées comme étant « non observables ». Cependant le temps de chaque transport a été pris en note.

Dans la mesure où il s'agit réellement d'une analyse morphologique et que l'observation du comportement (transport) ne sert que de contexte, peu de biais pouvaient entrer dans les observations en ce qui concerne la façon de recueillir les informations. Il était cependant important de construire un protocole systématique permettant de cataloguer efficacement les vidéos et de permettre éventuellement la reproductibilité sur d'autres espèces primates.

Les éléments qui ont été systématiquement observés et documentés sont donc les suivants :

1) **Nom de la vidéo** : Chaque vidéo a été identifiée sous le nom qui leur a été attribué à l'université de Chicago

2) **Transport** : Chaque transport a été répertorié avec le code temporel de début et de fin et cela même si l'hallux n'était jamais observable.

D'autre part, si une dyade inconnue était visible sur la vidéo et que l'hallux du juvénile accroché était visible, l'information était prise en note et le transport était catalogué sous la mention « Dyade Autre » de façon à ce que le total de transports de la femelle suivie ne soit pas affecté par cette observation.

3) **Code temporel de l'observation** : Dans le cas où l'hallux était visible, le code temporel faisait référence au moment précis où l'hallux était le plus visible. Une capture d'écran de cet instant était prise systématiquement. Plusieurs captures d'écran pouvaient être prises pour un transport. Cependant, seule la plus visible sera prise en considération dans l'analyse finale des données. Si l'hallux était parfaitement visible à plusieurs reprises, la première observation est celle qui sera prise en compte dans l'analyse finale.

4) **Individu** : Le code d'identification unique n'étant pas attribué avant un an à Cayo Santiago, chaque individu a été identifié par la lettre J- (pour juvénile) suivi de l'identité de la mère. Comme les mères avaient leur code d'identification tatoué et qu'elles étaient suivies de façon focalisée, je n'ai pas eu de difficulté à identifier les dyades principales de la vidéo. Par ailleurs, si une dyade inconnue était visible sur la vidéo et que l'hallux du juvénile accroché était visible, l'information était prise en note et le juvénile était identifié comme « inconnu ».

5) **Position de l'hallux** : La position de l'hallux a été prise en note à l'aide des sigles suivants :

/ : L'hallux n'était pas visible (Dans les cas où on ne voyait pas l'hallux clairement, mais l'information restait importante, par exemple si le juvénile n'utilise pas ses pieds pour s'accrocher)

I : L'hallux était visible et clairement impliqué dans la prise en main du poil

NI : L'hallux était visible et n'était clairement pas impliqué dans la prise en main du poil

A : L'hallux était visible, mais la position était ambiguë.

6) **Position du pouce** : Bien que mon sujet ne portait pas sur le pouce mais sur l'hallux, la position du pouce était aussi notée sur chaque capture d'écran. Celle-ci a été cataloguée selon les mêmes critères et les mêmes sigles que celle de l'hallux. Le pouce n'était cependant pas souvent visible sur les captures d'écran effectuées pour l'observation de l'hallux, ce qui a rendu impossible la comparaison systématique entre la position du pouce et de l'hallux. Un petit échantillon de 70 observations du pouce a donc été prélevé parmi les données disponibles afin d'effectuer les comparaisons nécessaires à mon étude.

7) **Position du tronc de la mère** : La position du tronc de la mère lors du transport était un critère pouvant avoir une grande influence sur la façon dont s'accrochait le juvénile. Cette position a donc été déterminée par estimation visuelle et prise en note selon le procédé suivant :

0 : Le tronc de la mère était à l'horizontale

1 : Le tronc de la mère était incliné à 45 °

2 : Le tronc de la mère était incliné à 60 °

3 : Le tronc de la mère était incliné à 90 ° ^[SEP]

A : Autre, une brève description était ajoutée

8) **Position du bébé sur la mère** : La position du bébé sur sa mère était un facteur qui influençait également beaucoup la façon dont celui-ci se maintient. La position était donc prise en note de la façon suivante :

E : La mère transportait le juvénile dorsalement, proche de ses épaules

B : La mère transportait le juvénile dorsalement sur le bas de son dos

V : Le juvénile était transporté ventralement^[LSEP]

A : Autre. Devait être suivi d'une description (par exemple sur le flan ou sur une patte)

Les juvéniles se situaient cependant très majoritairement sur le dos ou sous le ventre de la mère et les observations d'autres positions étaient trop ponctuelles pour être incluses dans les analyses statistiques.

9) **Membres utilisés** : le nombre de membres utilisés n'était pas toujours observable puisqu'on ne voyait le plus souvent qu'un seul flan de l'animal. Il s'agissait tout d'un même d'un critère pris en compte dans l'observation autant que possible puisqu'il peut s'agir d'un facteur impliqué dans la préhension du poil. Le nombre de membres supposément utilisés par le juvénile était donc répertorié tout comme le nombre de membres réellement visibles qui était ajouté entre parenthèses s'il différait du nombre supposé.

10) **Type d'activité** : L'activité observée était généralement le transport (noté « Dép » dans le protocole). La variable « lent » ou « rapide » était également prise en note, selon que l'animal court ou marche. Il s'agit cependant d'une variable qui n'a pas pu être exploitée dans ce travail parce que le nombre d'observations de l'hallux lorsque le transport était rapide était très faible. Par ailleurs, il arrivait que durant l'observation d'autres activités nécessitent d'être prises en note, auquel cas celles-ci étaient décrites.

11) **Porteur** : Le porteur est presque toujours exclusivement la mère chez les macaques rhésus. Si cela n'était pas le cas lors de l'une des observations, il s'agissait d'un critère qui était pris en compte en marquant « inconnu ». D'autre part, si une dyade inconnue était visible sur la vidéo et que l'hallux du juvénile accroché était visible l'information était prise en note et le porteur était également identifié comme « inconnu ».

12) **Attitude du porteur** : L'attitude du porteur était prise en considération, car cela pouvait avoir une influence sur la difficulté pour le juvénile de parvenir à s'accrocher à sa mère. La variable « coopérative » ou « non coopérative » était donc prise en note. Pour qu'un comportement soit considéré comme étant non coopératif, il fallait que la mère rejette de façon significative les tentatives de son juvénile de s'accrocher à elle.

13) **Initiateur** : Qui initie le comportement est une information qui aurait pu s'avérer utile lors de l'analyse des données. Que ce soit le juvénile ou la mère qui initie le comportement aurait en effet pu influencer la façon de s'accrocher des juvénile. Par conséquent si un mouvement significatif était fait par la mère, pour placer le juvénile, on notait « mère » et si c'était le juvénile qui faisait un mouvement significatif pour s'accrocher on notait « juvénile » si aucun des deux ne faisait un geste significatif (par exemple si l'enfant était déjà placé lorsque la mère se mettait en mouvement) on notait « 2 ».

14) **Autres informations** : Tout élément non répertorié dans la liste précédente, mais qui pouvait cependant avoir une influence sur la préhension du poil par le juvénile lors du transport a été répertorié et décrit dans la colonne « autres informations », c'était le cas par exemple, lorsqu'un juvénile était arraché à sa mère et transporté par une autre femelle.

15) **Durée** : La durée totale de chaque vidéo est prise en note systématiquement pour pouvoir comptabiliser la durée totale des observations effectuées.

Ce protocole a été élaboré d'après un projet pilote portant sur un échantillon de 10 heures d'observation prises aléatoirement dans le matériel disponible. Cet échantillon a toutefois été retiré de l'analyse des données. Le protocole a été modifié à maintes reprises par essais et erreurs et est, par conséquent, le résultat validé d'une observation systématique spécialement conçue dans le cadre de ma recherche.

Après la sélection aléatoire des vidéos, l'échantillon de données sur lequel mon travail est basé est composé de 48 dyades connues et d'un groupe de dyades inconnues (Tableau I). Toutes les observations ont été compilées par individu. Pour éviter les biais dus aux différences de temps et de nombre d'observations entre les dyades, toutes les données ont été traitées en pourcentage par dyade.

Individu	Nombre d'observations	Minutes d'observation	Nombre de transports repérés
J-OB4	18	30	25
J-OE1	18	87	31
J-1E7	16	63	22
J-2B1	8	69	23
J-2B4	12	86	25
J-2C8	4	75	5
J-2D1	37	90	71
J-2D4	16	60	22
J-2F3	31	118	37
J-4B2	5	30	22
J-3B1	13	72	18
J-3D4	62	151	80
J-4A0	7	60	8
J-4A2	3	25	3
J-4A5	2	60	10
J-4A9	9	30	10
J-4D5	13	30	30
J-37P	2	30	5
J-4E0	3	60	5
J-4F5	2	30	4
J-5A0	27	90	52
J-5A1	27	90	34
J-3B8	2	30	10
J-7A9	20	140	23
J-7C8	23	60	39
J-6A4	11	56	18
J-9C7	5	30	6
J-09Z	7	29	7
J-14Z	7	56	14
J-16Z	7	60	12
J-7A6	16	89	29
J-6D8	7	35	7
J-26V	6	30	10
J-31V	14	78	15
J-7F9	14	60	25
J-36D	22	120	26
J-48N	7	30	8
J-51T	20	74	29
J-1E6	1	16	3
J-57T	4	30	11
J-60V	17	60	22
J-76L	9	30	12
J-82V	6	30	9
J-82Z	6	60	6
J-91A	10	60	18
J-98V	5	30	10
J-5C4	6	30	21
J-07L	3	30	5
inconnus	13	N/A	N/A
Total:	603g	2789	937

Tableau I: Récapitulatif des données de l'échantillon

Analyses des données

Toutes les captures d'écran ont ensuite été analysées en tant qu'évènements indépendants puisqu'une seule capture a été effectuée par transport. Elles ont été répertoriées en fonction de la position de l'hallux selon les critères suivants :

- Hallux impliqué : lorsque la face plantaire de l'hallux se trouvait dans un plan parallèle à la face plantaire du pied, donc en face des autres doigts de pied (Figure 1) ou lorsque l'hallux servait d'appui au poids de l'animal, un pli de peau ou de poil témoignant qu'une force était exercée par l'hallux (Figure 2).
- Hallux clairement non impliqué : lorsque l'hallux n'était pas en contact avec le porteur (Figure 3). Dans ces situations il est indéniable que l'hallux n'était pas impliqué dans la préhension du poil.
- Hallux sans marqueur d'utilisation visible : Lorsque l'hallux était en contact avec la peau ou le poil de la mère, il n'était pas toujours possible de savoir si une force était exercée. J'ai donc séparé les observations qui montraient avec certitude que l'hallux n'était pas impliqué et celles qui montraient que l'hallux n'exerçait pas de force contre la mère bien qu'il était en contact avec la peau ou le poil de la mère (Figure 4).
- Interprétation impossible : lorsque bien que l'hallux était visible, aucune décision quant à son implication ne pouvait être prise, l'interprétation était considérée comme étant impossible (Figure 5).



Figure 5: Interprétation concernant l'implication de l'hallux impossible

Par ailleurs, afin de pouvoir effectuer une comparaison entre les différents groupes d'âge, j'ai séparé mes observations en sept groupes différents selon l'âge des juvéniles au moment de l'observation. Une dyade ayant pu être observée à plusieurs reprises au cours des mois de collecte de données, il n'est pas rare qu'une même dyade apparaisse dans plusieurs groupes d'âge. L'échantillon, concernant l'âge des juvéniles, est par conséquent de 85 individus. Le groupe 1 pour les individus âgés de 0 à 2 semaines ($n = 9$), le groupe 2 pour les individus âgés de 2 à 4 semaines ($n = 11$), le groupe 3 pour ceux de 4 à 6 semaines ($n = 16$), le groupe 4 pour ceux de 6 à 8 semaines ($n = 18$), le groupe 5 pour les individus de 8 à 10 semaines ($n = 20$) et le groupe 6 pour les individus âgés de 10 semaines et plus ($n = 7$). Le groupe 7 quant à lui regroupait tous les individus inconnus pour lesquelles je ne connaissais ni l'âge ni le sexe ($n = 4$). La catégorie inconnue concernait soit les individus que j'ai pu observer sur les vidéos, mais qui n'étaient pas les dyades suivies lors de l'étude menée initialement lors de l'enregistrement des vidéos (toutes ces dyades ont été réunies sous un seul individu), soit des dyades pour lesquelles aucune information ne m'a été communiquée.

Bien que mon sujet d'étude porte sur l'implication de l'hallux lors des transports, il m'est apparu important de prendre également en considération l'utilisation du pollex (pouce). J'ai donc sélectionné un petit échantillon, soit 70 observations faites sur 23 individus et un groupe

de dyades inconnues, prélevées sur les captures d'écran analysées pour l'utilisation de l'hallux. L'interprétation de l'utilisation du pouce a été faite selon les mêmes critères que l'interprétation de l'hallux.

Concernant la proportion du pouce chez le macaque, Kuhlmann (2005) montre qu'il est plus long que ceux des autres catarhiniens présents dans l'étude, grands singes compris, mais néanmoins plus court que celui de l'humain. Chez l'*A. afarensis*, la longueur relative du pouce est considérée comme étant également plus courte que celle de l'*Homo sapiens*, mais plus longue que celle des pongidés modernes (Alba et al., 2003 ; Bush, 1980). En conséquence, même en ce qui concerne le pollex, la comparaison entre le macaque est *A. afarensis* est justifiée.

Analyses statistiques

J'ai effectué ensuite mes analyses statistiques à l'aide du logiciel SPSS 24.0. Bien que j'aie séparé mes observations lors desquelles il n'y avait aucun marqueur d'utilisation de l'hallux visible de celles où l'hallux était clairement non impliqué, je les ai réunies dans une seule catégorie (hallux non impliqué) pour tous mes tests statistiques. J'ai donc postulé que l'absence de signe qu'une force était exercée signifiait que l'hallux n'était pas impliqué. Une autre raison est que séparer les deux catégories donnait des résultats trop peu significatifs, réduisant grandement la valeur de mon échantillon. J'ai cependant effectué un test-t pour échantillon unique afin de vérifier si le pourcentage de capture d'écran où l'hallux était impliqué et celui de capture d'écran où l'hallux n'était pas impliqué était significativement différent de 50% en retirant les cas où l'hallux était sans marqueur d'utilisation visible. Les résultats concordent avec le test effectué en incluant cette catégorie.

L'objectif de mes analyses était de déterminer :

- Si le pourcentage de capture d'écran où l'hallux était impliqué et celui de capture d'écran où l'hallux n'était pas impliqué est significativement différent d'une présence aléatoire (50%). Pour ce faire un test-t pour échantillon unique a été effectué.

- S'il existe une différence significative de l'utilisation de l'hallux entre les différentes classes d'âge. Ceci a été testé grâce à un test de Kruskal-Wallis puis un test de Mann-Whitney a été fait entre chaque classe d'âge pour identifier où se situaient les différences. La correction Bonferroni (une méthode qui corrige le seuil de significativité en fonction du nombre de tests effectués) y a été appliquée.
-
- Si les jeunes macaques se placent significativement plus souvent sous le ventre ou sur le dos de la mère. Un test de Mann-Whitney a été effectué dans ce but.
- S'il existe une différence significative de l'utilisation de l'hallux selon que le juvénile se trouve sur le ventre ou sur le dos de la mère. Cela a été testé grâce à un test-t pour échantillons indépendants.

Deux tests ont été effectués pour savoir si le pouce est utilisé ou non durant les transports. L'objectif des analyses était de déterminer :

- Si le pourcentage de capture d'écran où le pouce était impliqué et celui de capture d'écran où l'hallux n'était pas impliqué est significativement différent d'une présence aléatoire (50%). Pour ce faire un test-t pour échantillon unique a été effectué.
- Si l'hallux est significativement moins souvent impliqué que le pouce. Cela a été testé grâce à un test-t pour échantillon apparié.

Enfin, grâce à un test de corrélation de Spearman, j'ai testé s'il existait une corrélation entre l'implication du pouce et de l'hallux en cherchant à déterminer si :

- Lorsque le pouce est impliqué l'hallux l'est significativement moins souvent
- Lorsque le pouce n'est pas impliqué, l'hallux est significativement plus souvent impliqué

Résultat

Statistiques descriptives de l'utilisation de l'hallux

Tous les résultats descriptifs concernant l'utilisation de l'hallux sont résumés dans le tableau II. L'hallux a pu être observé 603 fois sur un total de 937 transports. Parmi ces observations 124, soit 21% de l'échantillon total, n'étaient pas utilisables car la position de l'hallux ne pouvait pas être déterminée ; soit parce que l'hallux n'était pas suffisamment visible, mais le plus souvent parce que la position de l'hallux était ambiguë et qu'aucune décision ne pouvait être prise avec certitude.

Parmi les 479 observations restantes, l'hallux était clairement impliqué dans 297 cas, ou 62% des observations valides. J'ai pu déterminer que l'hallux était sans marqueur d'utilisation visible 118 fois, soit 25% du temps. Enfin, dans 13% des cas, c'est à dire 64 fois, l'hallux n'était clairement pas impliqué.

Par ailleurs, dans l'intégralité de l'échantillon d'observations valides le porteur du juvénile était toujours la mère.

	Hallux impliqué	Hallux sans marqueur d'utilisation visible	Hallux clairement non impliqué
Ventre	249 (52%)	104 (22%)	49 (10%)
Dos	37 (8%)	12 (3%)	10 (2%)
Autre position	11 (2%)	4 (0.8%)	2 (0.2%)
Total	297 (62%)	118 (25%)	64 (13%)

Tableau II: Résumé des statistiques descriptives concernant l'hallux

Analyses statistiques de l'implication de l'hallux

Le test-t pour échantillon unique montre que le pourcentage de cas où l'hallux est impliqué (moyenne de 58,97%) et le pourcentage de cas où l'hallux n'est pas impliqué (moyenne de 41,02%) est significativement différent de 50% ($p=0,027$) qui est le pourcentage représentant une présence aléatoire (Tableau III) (Figure 6).

Test sur échantillon unique						
Valeur de test = 50						
	t	ddl	Sig. (bilatéral)	Différence moyenne	Intervalle de confiance de la différence à 95 %	
					Inférieur	Supérieur
%implique	2.278	48	.027	8.97446	1.0526	16.8963
%non implique	-2.278	48	.027	-8.97446	-16.8963	-1.0526

Tableau III: Résultat du test-t pour échantillon unique « hallux impliqué » et « hallux non impliqué »

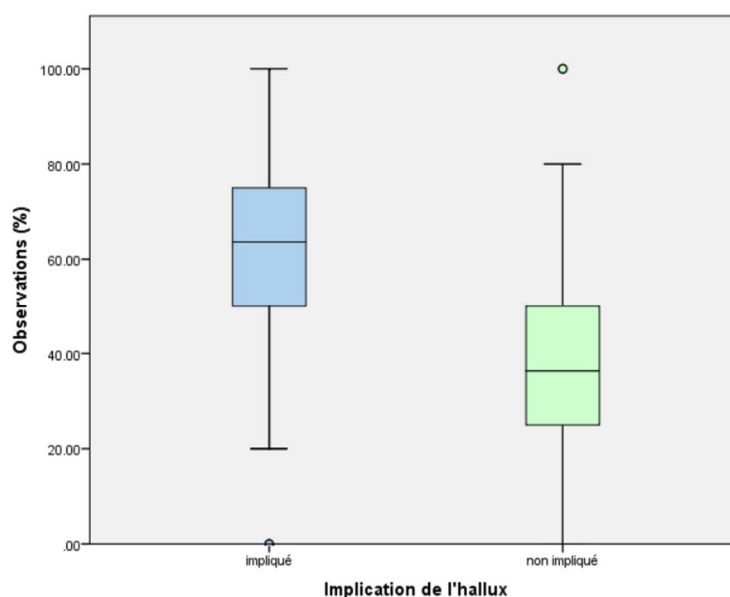


Figure 6: Implication de l'hallux parmi tout l'échantillon

Dans la mesure où les plus jeunes des juvéniles reçoivent plus d'aide de leur mère durant les transports, un second test-t excluant la première catégorie d'âge ainsi que la catégorie pour laquelle l'âge n'est pas connu a été effectué. Les résultats concordent avec le

premier test ; le pourcentage de cas où l'hallux est impliqué (moyenne de 64,60%) et celui où l'hallux n'est pas impliqué (moyenne de 35,40) est significativement différent de 50% ($p=0,000$) (Tableau IV).

Test sur échantillon unique						
Valeur de test = 50						
	t	ddl	Sig. (bilatéral)	Différence moyenne	Intervalle de confiance de la différence à 95 %	
					Inférieur	Supérieur
% hallux impliqué	4.378	71	.000	14.60410	7.9520	21.2562
% hallux non impliqué	-4.378	71	.000	-14.60410	-21.2562	-7.9520

Tableau IV: Résultats du test-t pour échantillon unique « hallux impliqué » et « hallux non impliqué » à l'exclusion de la première catégorie d'âge et des dyades inconnues

Le test de Kruskal-Wallis indique qu'il existe une différence significative entre les classes d'âge concernant l'utilisation de l'hallux. Un test de Mann-Whitney entre chaque classe d'âge a été fait pour situer où sont les différences. Les résultats montrent, après correction de Bonferroni ($p < 0,008$), que l'hallux est significativement moins utilisé par la première catégorie d'âge (0 à 2 semaines) que par la seconde (2 à 4 semaines) ($p=0,007$), la troisième (4 à 6 semaines) ($p=0,001$) et la quatrième (6 à 8 semaines) ($p=0,005$) (Tableau V)

Catégorie d'âge	Age 1	Age 2	Age 3	Age 4	Age 5	Age 6
Age 1		0,007**	0,001**	0,005**	0,087	0,062
Age 2	0,007		0,438	0,701	0,178	1,000
Age 3	0,001	0,438		0,103	0,009*	0,891
Age 4	0,005	0,701	0,103		0,201	0,465
Age 5	0,087	1,178	0,009	0,201		0,171
Age 6	0,062	1,000	0,891	0,465	0,171	

*Significatif à $p < 0,05$ sans correction de Bonferroni

**Significatif avec la correction de Bonferroni à $p > 0,008$

Age 1 = 0 à 2 semaines, Age 2 = 2 à 4 semaines, Age 3 = 4 à 6 semaines, Age 4 = 6 à 8 semaines, Age 5 = 8 à 10 semaines, Age 6 = 10 semaines et plus.

Tableau V: Comparaison des différentes classes d'âges lorsque l'hallux n'est pas impliqué

Concernant la place du juvénile sur la mère, le test de Mann-Whitney montre que le rejeton est significativement plus souvent placé sous le ventre que sur le dos de la mère

(Figure 7). C'est le cas pour toutes les classes d'âge à l'exception de la sixième. En effet, chez les individus âgés de dix semaines et plus, les juvéniles ont également tendance à se placer majoritairement sous le ventre de la mère mais cette différence n'est pas significative ($p=0.266$) (Figure 8).

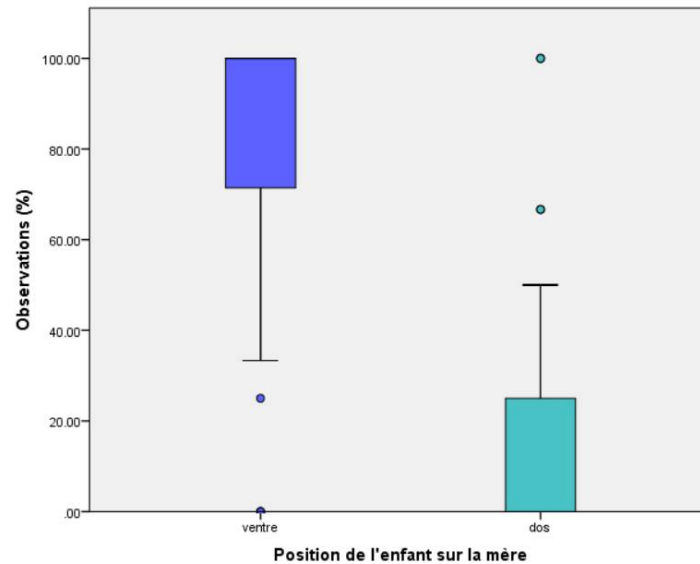


Figure 7: Répartition du nombre d'observations selon la place du juvénile sur la mère tout âge confondu

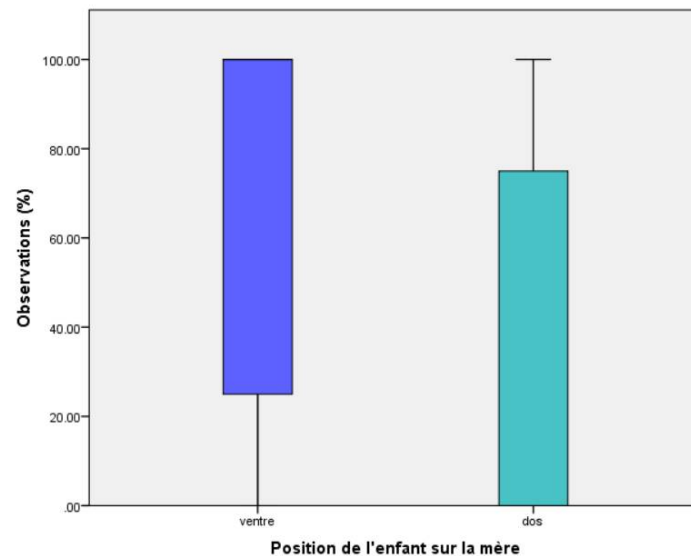


Figure 8: Répartition du nombre d'observations selon la place du juvénile sur la mère chez les juvéniles de 10 semaines et plus

Le test-t montre que l'hallux est significativement plus souvent impliqué que non impliqué lorsque le juvénile se trouve sous le ventre de sa mère ($p=0.003$) (Figure 9). Lorsque le juvénile se trouve sur le dos de la mère, il a également tendance à utiliser son hallux, mais la différence n'est pas significative ($p=0,289$).

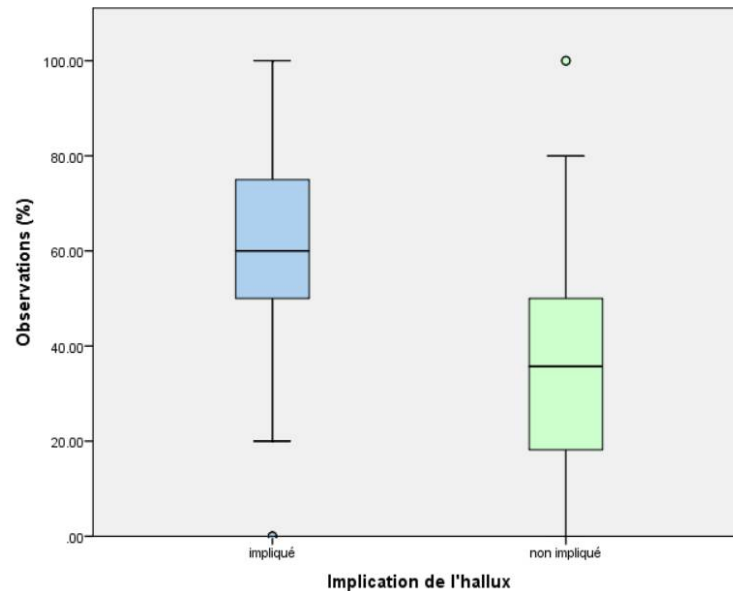


Figure 9: Implication de l'hallux lorsque le juvénile est positionné sous le ventre de la mère

Statistiques descriptives de l'utilisation du pouce

Le pouce a été observé 70 fois au total. Il était impliqué dans la préhension du poil dans 57 cas (81%) dont 26 (37%) où l'hallux était impliqué, 14 (20%) où l'hallux était sans marqueur d'utilisation visible, 7 (10%) où l'hallux était clairement non impliqué et 10 (14%) où la position de l'hallux était impossible à déterminer. Le pouce n'était pas impliqué dans la préhension dans 13 cas (19%) dont 3 (4%) où l'hallux était impliqué, 5 (7%) où l'hallux était sans marqueur d'utilisation visible, 3 (4%) où l'hallux était clairement non impliqué et 2 (3%) où la position de l'hallux était impossible à déterminer (Tableau VI).

	Pouce impliqué	Pouce sans marqueur d'utilisation visible	Pouce clairement non impliqué
Hallux impliqué	26 (37%)	0 (0%)	3 (4%)
Hallux sans marqueur d'utilisation visible	14 (20%)	0 (0%)	5 (7%)
Hallux clairement non impliqué	7 (10%)	0 (0%)	3 (4%)
Position de l'hallux impossible à déterminer	10 (14%)	0 (0%)	2 (3%)
Total	57 (81%)	0 (0%)	13 (19%)

Tableau VI: Résumé des statistiques descriptives concernant le pouce

Analyses statistiques de l'implication du pouce

Le test-t pour échantillon unique montre que le pourcentage de cas où le pouce est impliqué (moyenne de 75,92%) et le pourcentage de cas où le pouce n'est pas impliqué (moyenne de 24,08 %) est significativement différent de 50% ($p=0,003$) qui est le pourcentage représentant une présence aléatoire (Tableau VII) (Figure 10).

Test sur échantillon unique						
Valeur de test = 50						
	t	ddl	Sig. (bilatéral)	Différence moyenne	Intervalle de confiance de la différence à 95 %	
					Inférieur	Supérieur
% pouce impliqué	3.337	23	.003	25.92232	9.8521	41.9925
% pouce non impliqué	-3.337	23	.003	-25.92232	-41.9925	-9.8521

Tableau VII: Tableau VII : Résultat du test-t pour échantillon unique « pouce impliqué » et « pouce non impliqué »

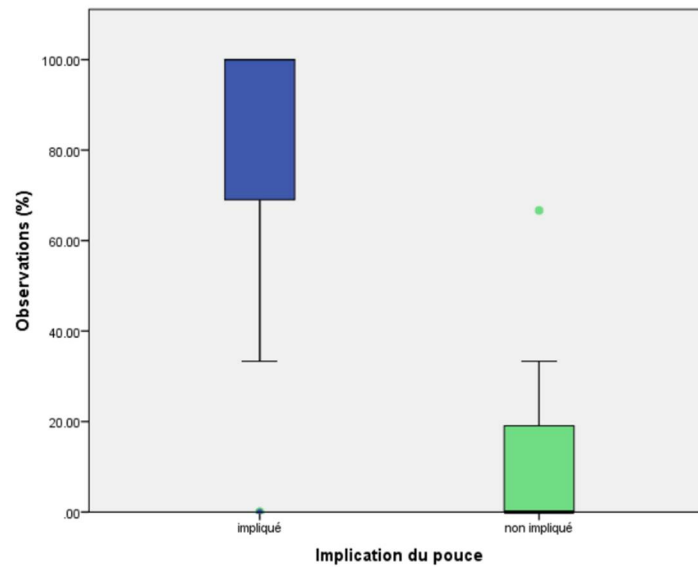


Figure 10: Implication de l'hallux parmi tout l'échantillon

Le test-t pour échantillons apparié montre que l'hallux n'est pas significativement moins souvent impliqué lors des transports que le pouce ($p=0,118$) (Tableau VIII).

Test des échantillons appariés								
		Différences appariées						
		Moyenne	Ecart type	Moyenne erreur standard	Intervalle de confiance de la différence à 95 %		t	ddl
Paire 1	% pouce impliqué - % hallux impliqué	14.05462	42.44015	8.66306	Inférieur	Supérieur	1.622	23
								Sig. (bilatéral) .118

Tableau VIII: Résultat du test-t apparié pour « pouce impliqué » et « hallux impliqué »

Par ailleurs, un test de corrélation de Spearman portant sur ces 70 observations montre qu'il existe une corrélation positive entre l'utilisation du pouce et de l'hallux. En effet, lorsque le pouce est impliqué, l'hallux est lui aussi significativement plus impliqué ($p=0,000$). La corrélation est cependant négative entre l'utilisation du pouce est la non utilisation de l'hallux ($p=0,80$). Cependant mon échantillon ne permet d'obtenir aucun résultat probant permettant de déterminer s'il existe une corrélation lorsque le pouce n'est pas impliqué.

Discussion

Interprétation des tests statistiques concernant l'implication de l'hallux

Mon étude tend à montrer que le macaque juvénile est capable de se maintenir au poil de sa mère sans se servir de son hallux puisque c'est un comportement que j'ai observé à plusieurs reprises. La moyenne des pourcentages des cas où l'hallux n'était pas impliqué lors des transports est de 40,02 %. Cependant, les tests statistiques effectués montrent que ce comportement n'est pas habituel puisqu'il est significativement en dessous du seuil de présence aléatoire de 50%. La moyenne des pourcentages de cas où l'hallux est impliqué est en revanche significativement au-dessus de ce seuil (58,97 %) ce qui démontre qu'il s'agit d'un comportement habituel. Il n'est pas étonnant de constater qu'il est inhabituel pour le macaque de ne pas se servir de son hallux dans la mesure où, puisqu'il possède un hallux abduqué, il ne serait pas avantageux pour lui de ne pas s'en servir lors de la préhension du poil.

On peut soupçonner que, quand le juvénile n'utilise pas son hallux lorsqu'il se trouve sur le dos de la mère, cela est le plus souvent dû à la surface plane qu'offre la position quadrupède de la mère. Il apparaît que celui-ci est capable de faire ce que Morton (1924) décrit comme étant du « suspension grasp » lorsqu'il se trouve suspendu sous son ventre. Il est donc capable de se maintenir au poil en se servant des quatre autres rayons sans utiliser son gros orteil. Cela va à l'encontre de l'étude de Morton qui décrit ce type de préhension au niveau des pieds, comme étant particulière aux orangs-outans et aux atèles. Gebo (1985) avait cependant déjà établi que d'autres primates étaient capables de le faire sans toutefois donner une liste exhaustive des espèces.

L'âge des individus ne semble pas non plus influencer grandement l'implication de l'hallux. Cependant, les résultats montrent que les juvéniles âgés de 0 à 2 semaines utilisent moins leur hallux que ceux âgés de 2 à 8 semaines. Cela pourrait être dû à l'implication de la mère. En effet, pendant les premières semaines de vie, la mère a tendance à soutenir son juvénile lors des transports ou tout du moins à vérifier régulièrement sa position et même parfois à le remettre en place. Il serait nécessaire d'observer systématiquement l'implication

de la mère pour valider cette hypothèse, mais on peut imaginer que l'aide de la mère permet au juvénile de moins se servir de son hallux puisqu'il pourrait avoir moins besoin de sécuriser sa prise. Cette différence significative pourrait également être due au poids des petits. Etant plus légers il est possible qu'ils aient besoin d'une prise moins forte pour s'agripper au poil.

Ces résultats montrent également qu'il existe une nette tendance de la part du groupe d'âge 3, (4 à 6 semaines), à se servir plus de leur hallux que le groupe d'âge 5 (8 à 10 semaines). Cette différence n'est cependant plus significative une fois la correction de Bonferroni prise en compte. Comme il n'y a pas de différence significative, ni même une tendance, dans l'utilisation de l'hallux entre le groupe 5 et le groupe 6, on ne peut pas considérer que la différence entre les groupes 3 et 5 soit dû à un changement de comportement dû à l'âge. On ne peut pas non plus attribuer cette tendance à un changement de position sur la mère, en supposant par exemple que les juvéniles plus âgés se placent préférentiellement sur le dos de la mère. Cette position leur permet de se maintenir moins fermement qu'en suspension sous le ventre. En effet, dans le groupe d'âge 5, les juvéniles ont toujours une préférence significative pour la position sous le ventre de leur mère.

J'attribue par conséquent cette tendance d'une utilisation plus importante de l'hallux de la part du groupe 3 par rapport à celle du groupe 5, à la petitesse de mon échantillon.

Selon que le juvénile se positionne sous le ventre ou sur le dos de la mère cela pourrait affecter le besoin d'utiliser l'hallux. En effet, si le dos offre une surface plane sur laquelle le juvénile peut se reposer, il est en suspension lorsqu'il se place sous le ventre. Il pourrait donc avoir besoin d'utiliser son hallux pour sécuriser la prise plus fermement.

Les résultats montrent que le juvénile est significativement plus souvent sous le ventre que sur le dos de la mère. Lorsque que l'on regarde ce comportement par classe d'âge, ce n'est qu'à partir de dix semaines et plus que la différence entre les deux n'est plus significative, quoique ces juvéniles plus âgés ont toujours tendance à se placer le plus souvent sous le ventre de leur mère. Cela n'est pas surprenant dans la mesure où, étant plus âgés, ils ont une plus grande agilité qui leur permet de se placer où ils le souhaitent et pas seulement là où leur mère les

place. De plus, leur poids étant devenu plus élevé, il devient probablement plus facile pour eux de se maintenir sur le dos, qui offre une surface plane.

Bien que la situation se soit présentée peu souvent durant mes observations, il arrive que le tronc de la mère soit incliné à 45° lorsque le juvénile se trouve sur son dos. Dans cette position, le juvénile est capable de se maintenir fermement au poil de sa mère avec ses mains alors que les pieds semblent essentiellement servir d'appui. La plante des pieds joue alors un rôle important permettant au juvénile de se maintenir en place (Figure 11).

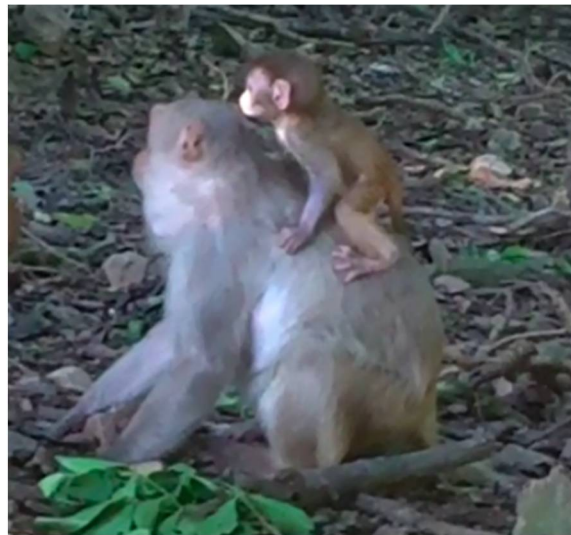


Figure 11: Juvénile en appui sur le dos de sa mère

Lorsque le juvénile ne se trouve ni sur le ventre, ni sur le dos de la mère, il est habituellement suspendu à son poil sur une autre partie de son corps, le plus souvent sur le flanc. Comme ces observations étaient rares j'ai exclu ces observations de mes statistiques concernant la position du juvénile sur la mère.

Le juvénile se trouve donc généralement sous le ventre ou sur le dos de la mère et à partir de quelques semaines, il change régulièrement de position sur la mère. Une dyade faisait cependant exception à ce comportement habituel. La femelle 60V transportait son rejeton quasiment exclusivement au niveau de la partie distale de sa jambe (Figure 12). Le comportement semblait aussi bien initié par la mère que par le juvénile et ce type de déplacement paraissait leur convenir à tous les deux. Il est important de noter que la mère

semblait parfaitement saine et que sa démarche ne témoignait d'aucune anomalie. Par ailleurs, le juvénile se plaçait aussi bien sur la jambe droite que sur la jambe gauche de celle-ci. Bien que cette dyade n'ait pas été pas la seule à se déplacer de cette façon, c'est la seule qui le faisait de façon quasi systématique. D'autre part, chez les autres dyades, il s'agissait d'un comportement très peu observé.



Figure 12: Juvénile positionné sur le bas de la jambe de sa mère (60V)

Dans cette position, le juvénile utilise beaucoup plus son hallux que dans les autres situations. Par exemple, le juvénile de la femelle 60V utilise sans aucune ambiguïté son hallux 10 fois sur 11 observations. Cela est dû au fait qu'il utilise ses doigts de pieds latéraux et son hallux comme une pince enserrée autour de la jambe.

Outre le problème d'adduction de l'hallux, il est très peu probable que ce type de position de transport ait été présent chez les *A. afarensis*. En effet, les études de Watson et collègues (2008) et de Soule et Goldman (1969) ont montré que le transport de poids au niveau des pieds était la méthode de transport la plus coûteuse énergétiquement parlant en ce qui concerne le déplacement bipède. Les mêmes études soulignent également la difficulté pour le porteur d'effectuer des flexions et extensions de la cheville si le poids transporté (ici le juvénile) est en contact avec la cheville. En plus d'être coûteux en énergie, ce type de position lors du transport pourrait donc également gêner la marche du porteur.

Interprétation des tests statistiques concernant l'implication du pouce

Tout comme pour l'hallux, mon étude tend à montrer que le macaque juvénile est capable de se maintenir au poil de sa mère sans se servir de son pouce. La moyenne des pourcentages des cas où le pouce n'était pas impliqué lors des transports est de 24,08 %. Cependant, les tests statistiques effectués indiquent que ce comportement n'est lui aussi pas habituel puisqu'il est significativement en dessous du seuil de présence aléatoire de 50%. La moyenne des pourcentages de cas où le pouce est impliqué est en revanche significativement au-dessus de ce seuil (79,92 %) ce qui démontre qu'il s'agit d'un comportement habituel.

De plus, comme le montre le test-t pour échantillon apparié, l'hallux n'est pas significativement moins souvent utilisé que l'hallux ce qui suggère que le macaque n'a pas plus besoin de son pouce que de son hallux pour se maintenir au poil de sa mère.

Il n'est pas étonnant que le macaque soit capable de ne pas utiliser son pouce. S'il a la capacité biomécanique de le faire au niveau du pied il paraît raisonnable qu'il soit en mesure de le faire également au niveau de la main. Il est cependant plutôt étonnant de constater qu'il ne semble pas y avoir de compensation entre l'utilisation du pouce et de l'hallux. En effet, lorsque le pouce est impliqué dans la préhension du poil, l'hallux l'est également dans 46% des cas. Lorsque le pouce n'est pas impliqué, l'hallux n'est pas impliqué dans 62% des cas. Ces résultats suggèrent que le juvénile n'a pas besoin de compenser l'absence d'utilisation de l'hallux par l'utilisation de son pouce. Le fait qu'il existe une corrélation positive entre l'implication du pouce et celle de l'hallux appuie cette hypothèse.

Ces résultats sont très intéressants mais la taille de l'échantillon (70 observations) ne permet pas d'établir des conclusions générales

La coopération de la mère

Dans mon protocole, j'ai établi qu'il était essentiel de prendre en compte la coopération de la mère. En effet, en supposant que celle-ci ait un comportement non coopératif il paraît raisonnable d'imaginer que cela puisse influencer la position et le maintien du juvénile sur la mère et par conséquent l'utilisation de l'hallux. C'est également pour cette raison que j'ai choisi de prendre en compte l'état physique de la mère lors de mes observations. Je cherchais

ainsi à déterminer si le juvénile avait plus souvent besoin d'utiliser son hallux lorsqu'il devait se maintenir fortement à sa mère.

Je n'ai toutefois pas été en mesure de déterminer ce point. La mère a été non coopérative à une seule occasion durant mes observations et, dans ce cas, le juvénile n'est pas parvenu à s'accrocher. Concernant l'état physique du porteur, j'ai pu observer des mères blessées à quelques reprises (notamment une mère qui avait été amputée d'un bras et une autre qui était blessée à la jambe) qui se déplaçaient en boitant. Leurs juvéniles se maintenaient au poil de la même façon que les juvéniles accrochés à une mère à la démarche normale.

Dès lors, je n'ai observé aucune différence d'utilisation de l'hallux lorsque le juvénile devait se maintenir plus fermement au poil de la mère.

L'abduction de l'hallux mais pas seulement

Selon Watson et ses collègues (2008) l'alignement de l'hallux n'est pas le seul élément qui diminue la capacité du juvénile hominine à s'accrocher par lui-même au poil de sa mère :

« an ancestral bipedal hominin infant is likely to have required active rather than passive carrying due to the combination of reduction of prehensile capacity in the hominin infant foot and reduced opportunities for infant clinging due to upright maternal posture and a possible reduction in graspable maternal body hair » (Watson et al., 2008)

La pilosité et la position verticale du tronc de la mère sont donc également mises en cause.

Concernant la pilosité, cette question a déjà été abordée dans le cadre théorique ; il semblerait que l'*A. afarensis* avait suffisamment de poil pour que le juvénile puisse s'accrocher à sa mère, ce qui n'est bien entendu plus le cas chez l'humain moderne.

Pour ce qui est du redressement du tronc de la mère, il est vrai que cela implique que le juvénile ne possède plus le dos de la mère comme surface plane sur laquelle s'appuyer. Pourtant, des arguments importants s'opposent à ce raisonnement :

- Avec le redressement du tronc, les épaules offrent une surface plane sur laquelle les enfants peuvent s'asseoir. Il est vrai néanmoins que cette surface est beaucoup plus étroite que le dos de la mère en position horizontale et exige que le juvénile possède déjà un équilibre important s'il doit se tenir seul.
- Chez les primates quadrupèdes, lorsque le juvénile est accroché sous le ventre de la mère, il est également dans une position de suspension comme se serait le cas s'il était à la verticale.
- Le juvénile parvient très bien à se maintenir en position verticale au poil de sa mère. C'est le cas par exemple lorsqu'il est suspendu au flanc de son porteur.

Ainsi, bien que la surface horizontale offerte par la mère en position quadrupède facilite possiblement le transport pour le juvénile, il me paraît peut probable que ce soit une condition essentielle à l'accomplissement du comportement.

J'ai d'ailleurs été en mesure d'observer à plusieurs reprises, durant ma récolte de données, des mères dont le tronc était à la verticale alors qu'elles transportaient leur juvénile, par exemple, lorsqu'elles s'asseyaient à la fin d'un transport où lorsqu'elles grimpaient. A une exception près, les juvéniles adoptaient le même comportement lorsque le tronc de la mère était à la verticale que lorsque la mère était en déplacement quadrupède avec le dos à l'horizontale.

Une fois cependant, la mère s'est déplacée de façon bipède et a choisi de transporter son juvénile activement. Elle transportait son petit mâle âgé de 13 jours dans ses bras sans que celui-ci ne semble s'accrocher par lui-même (Figure 13). Il ne s'agit toutefois pas d'un comportement habituel pour cette mère. Plusieurs observations de cette même dyade ont été faites, le même jour ainsi qu'à 28 et 55 jours de vie et la mère n'a jamais répété un tel comportement. Par ailleurs le juvénile n'a jamais montré de difficulté à s'agripper par lui-même lors des transports.

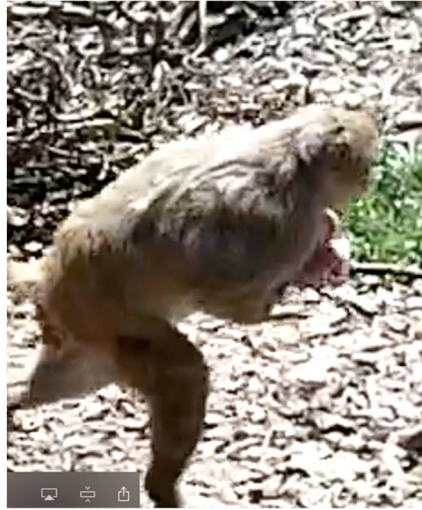


Figure 13: Mère macaque rhésus transportant activement son juvénile

N'ayant été observé qu'à une seule reprise, une telle conduite ne permet pas de définir le comportement d'un hominine redressé, d'autant que la bipédie n'est absolument pas la locomotion habituelle des macaques. Il serait toutefois intéressant de compléter cette étude avec l'observation de mères transportant leurs juvéniles de façon bipède afin de déterminer si, lorsqu'elles le font, elles choisissent systématiquement de transporter activement leurs rejetons malgré la présence d'un hallux abduqué et de la présence de poil en grande quantité.

Implication pour l'*Australopithecus afarensis*

Comme je l'ai établi précédemment, le macaque rhésus est un bon candidat dans le cadre de mon étude pour être comparé à l'*A. afarensis*. Mes comparaisons entre les deux espèces se limitent cependant à la capacité physique et biomécanique de se suspendre au poil durant le transport. Comme chez le macaque le porteur est presque exclusivement la mère et la position du juvénile est préférentiellement sous le ventre, il n'est pas justifié d'inférer directement ce type de comportement chez *A. afarensis*. Il n'est en effet pas possible de déterminer où le juvénile *A. afarensis*, s'il était en mesure de s'accrocher au poil, préférerait se positionner : sur le dos, sur le ventre ou sur n'importe quelle autre partie du corps de son porteur. Par ailleurs, il n'est pas possible non-plus de déterminer que c'était plus

exclusivement la mère qui transportait le juvénile ou si d'autres individus le faisaient également.

Mes résultats montrent donc que le macaque rhésus juvénile est en mesure de se maintenir au poil de sa mère durant les transports sans utiliser son hallux bien qu'il s'agisse d'un comportement peu habituel. Par conséquent, il est très probable que l'*A. afarensis* n'en ait pas non plus eu besoin. On peut présumer que le juvénile *A. afarensis* ait été capable de se suspendre au poil de son porteur lors des transports de la même façon que ce que Morton (1924) décrit comme étant le « *suspension grasp* » soit en utilisant uniquement les quatre orteils latéraux ou sans se servir de ses membres postérieurs comme le fait occasionnellement le macaque rhésus. Il aurait également pu se servir de la plante des pieds comme appui en se maintenant essentiellement par la force des bras, comme le macaque rhésus peut le faire.

Cela supporte l'hypothèse de mon étude selon laquelle l'opposabilité de l'hallux n'est pas nécessaire à la préhension du poil d'un porteur (généralement la mère) par un primate juvénile lors des transports. Par conséquent, le coût énergétique du transport des juvéniles par leur mère ne devrait pas avoir significativement augmenté.

Même si mon étude montre que la façon dont se maintient le juvénile à sa mère pourrait être réalisable même sans la capacité d'abduction de l'hallux, la différence de la longueur relative des orteils des macaques par rapport à celle de l'hominine est tout de même à prendre en considération. Le macaque a en effet des orteils plus longs que l'*A. afarensis*, ce qui facilite probablement la suspension. Toutefois, la longueur des phalanges d'*A. afarensis* est relativement importante et présente une courbure (Gilles, 2000; Latimer & Lovejoy, 1990; Susman, 1983) plus prononcée que chez le chimpanzé et le gorille (Susman, 1983). Par conséquent, la flexion des orteils devait tout de même permettre d'agripper le poil. Le comportement pourrait cependant avoir été plus coûteux pour le juvénile *A. afarensis* que pour le juvénile macaque; étant donné que l'*A. afarensis* se déplaçait de façon bipède et que, en conséquence, le juvénile n'avait plus la possibilité de se reposer occasionnellement en se plaçant sur le dos de la mère.

De la même façon, mon étude tend à montrer que l'*A. afarensis* devait être capable, tout comme le macaque juvénile de se passer de son pouce pour se maintenir à sa mère.

S'il est indéniable que le juvénile ait perdu, à un moment ou un autre, la capacité de se suspendre par lui-même à sa mère lors des déplacements puisque nous ne sommes plus aujourd'hui capables de le faire, mon étude suggère que la perte de la pilosité apparue très probablement après la bipédie, tout comme le raccourcissement de la longueur des orteils sont des causes plus probables que la perte de l'opposabilité de l'hallux.

Les limites de l'étude

Bien que l'étude permette d'arriver à des pistes intéressantes suggérant que l'utilisation de l'hallux n'est pas essentielle au transport des juvéniles chez les premiers hominines, plusieurs éléments complémentaires seraient nécessaires pour pouvoir confirmer cette hypothèse.

L'implication de l'hallux

Malheureusement mon étude ne permettait pas d'entrer en contact direct avec l'animal. J'ai donc été contrainte d'effectuer mes observations en essayant de déterminer si oui ou non une force était exercée entre l'hallux du juvénile et la peau/le poil de la mère, en vérifiant si un pli était visible. Je n'ai cependant jamais été en mesure de vérifier cette information. Tester la force exercée par l'hallux dans chaque position répertoriée permettrait de confirmer que les observations cataloguées dans la catégorie « l'hallux sans marqueur d'utilisation visible » n'impliquent effectivement aucune force de l'hallux. On pourrait en effet imaginer qu'il soit possible que l'hallux permette au juvénile de maintenir son équilibre sur sa mère. Si tel est le cas, il est possible que la force exercée soit très faible et non visible à l'œil nu et par conséquent seule la mesure de la force exercée par l'hallux permettrait de déterminer son implication.

Par ailleurs, il serait pertinent d'observer l'hallux de plus près, en laboratoire, comme cela a été le cas pour les études de Sargis (2001) et de Youlatos (2008). En effet, la grande majorité de mes observations ont été faites à partir d'images d'animaux se trouvant à plusieurs mètres de la caméra.

Les données disponibles dans le cadre de mon étude (la qualité des vidéos ; distance des animaux) ont pu me faire manquer certaines informations et m'empêcher, dans certaines circonstances, de prendre une décision ferme concernant l'implication de l'hallux. Dans cette perspective, un autre problème à soulever réside dans le fait que l'on ne voit généralement qu'un seul flanc de l'animal. De ce fait, même si je suis en mesure de déterminer la position de l'hallux visible, je ne peux pas déterminer si l'hallux de l'autre pied est impliqué ou non. Le cas s'est posé une seule fois où les deux hallux étaient visibles. L'un était clairement impliqué et l'autre ne l'était probablement pas. Dans cette situation j'ai choisi de comptabiliser l'observation comme étant celle d'un hallux clairement impliqué puisqu'il est possible que celui impliqué compense pour l'autre. Une vue des deux hallux à la fois permettrait donc de déterminer si le juvénile n'a besoin d'aucun de ses hallux pour s'accrocher.

Concernant le choix de l'espèce

Le macaque rhésus est un primate qui, comme je l'ai démontré dans le cadre théorique, est adéquat pour être comparé à l'*A. afarensis*. Le choix de cette espèce reflète cependant une contrainte technique et il ne s'agit pas de l'espèce idéale. En me basant sur les travaux de White et Suwa (1987) et de Lovejoy et Latimer (1990) le gorille semble être un choix plus approprié pour compléter mon étude : il s'agit d'un grand singe africain qui est donc phylogénétiquement plus proche de l'*A. afarensis* et la proportion de ses doigts de pied est plus proche de l'*A. afarensis* que le macaque. En effet, selon l'étude de Lovejoy et Latimer (1990) qui tente d'établir la longueur relative des phalanges proximales de l'hallux d'*A. afarensis* en mettant en rapport la longueur du fémur, celle de la tête fémorale, du diamètre transverse de la première vertèbre sacrale, de la longueur de l'humérus et celles des phalanges proximales, il semblerait que la longueur des doigts de pied de l'*A. afarensis* se trouve entre celle de l'humain et du gorille. Cette hypothèse est également supportée par les travaux de White et Suwa (1987) (Figure 14).

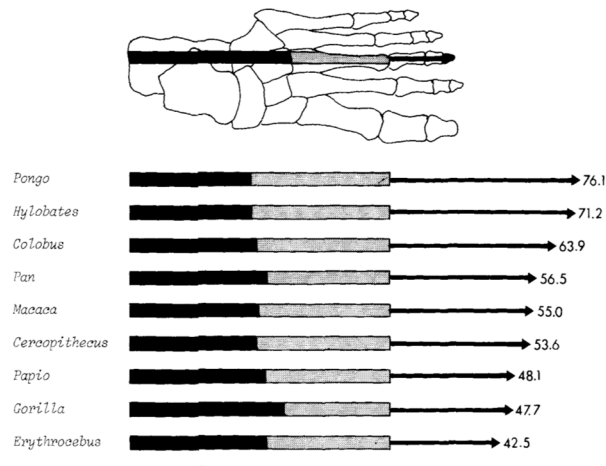


Figure 14 White & Suwa 1987, Longueur relative des phalanges parmi les primates d'après les données de Schultz 1963 et de la reconstruction du pied de Lucy effectuée par White & Suwa

Dans la mesure où cette étude ne peut pas être menée sur l'humain puisque celui-ci n'a plus de poil, le gorille semble être l'espèce la plus pertinente pour compléter mon étude.

Par ailleurs, l'observation de plus d'un genre de primate pourrait être intéressante et exclure la possibilité que les observations faites sont propre au macaque.

L'implication de la mère

Il serait intéressant d'en savoir davantage sur l'implication de la mère. En effet, surtout quand le juvénile est tout petit, il n'est pas rare que la mère sécurise son bébé installé sous son ventre. Dans la mesure où je me suis principalement concentrée sur l'augmentation de coûts liés à la maternité et sur la capacité biomécanique de s'accrocher à la mère sans utiliser son hallux, cette variable n'a pas été prise en compte. Elle serait pourtant pertinente pour savoir :

- Dans quelle mesure la mère primate non bipède est active dans le transport des juvéniles ?
- Si le juvénile a tendance à ne pas se servir de son hallux quand sa mère le sécurise

Sans analyse quantitative à l'appui, et au vu de mes observations, il semble que la mère primate soit relativement active dans le transport des juvéniles mais nettement moins que la

femme humaine qui doit porter constamment son bébé ou utiliser un outil pour supporter le bébé lors des déplacements.

Concernant l'utilisation de l'hallux, le seul indice suggérant que l'implication de la mère influence la façon dont le juvénile utilise son hallux est le fait que les très jeunes individus (0 à 2 semaines) utilisent significativement moins leur hallux que les juvéniles âgés de 2 à 8 semaines. Une observation systématique de l'implication de la mère serait indéniablement nécessaire pour conforter cette impression.

La durée des transports

La durée des transports est un facteur important dans l'hypothèse selon laquelle la perte de l'opposabilité de l'hallux aurait mené à une augmentation des coûts liés à la maternité due à l'obligation de transporter activement les enfants (Tanner & Zihlman, 1976; Wall-Scheffler et al., 2007; Watson et al., 2008). Les transports que j'ai pu observer étaient tous de quelques dizaines de secondes. Les plus longs étaient seulement de 2'30''. Il est tout à fait envisageable que la capacité de s'accrocher sans utiliser son hallux ne soit pas la même sur les longs et les courts trajets. Malheureusement, il s'agit d'une variable qui ne pouvait pas être vérifiée dans le cadre de mon travail car les déplacements étaient tous d'une longueur relativement similaire et très courte.

On peut imaginer que l'animal n'est pas sécurisé de la même façon lorsque l'hallux n'est pas impliqué dans la prise et que cela n'est pas confortable sur de longues distances. Il est possible que la longueur du trajet puisse impliquer des douleurs musculaires nécessitant que le juvénile modifie régulièrement sa prise. Ceci est d'autant plus probable que très souvent, lorsqu'il n'utilise pas son hallux, le juvénile ne se maintient à sa mère qu'avec les membres antérieurs, laissant ses membres postérieurs repliés sur sa poitrine, sans contact avec la mère.

Il serait donc intéressant de pouvoir observer des trajets de longues distances pour déterminer si le juvénile s'accroche différemment à sa mère selon la longueur des trajets.

Conclusion

Mon étude tend à montrer que, bien que ce comportement ne soit pas habituel chez les macaques rhésus, le juvénile est capable de se maintenir au poil de sa mère durant les transports sans se servir de son hallux. Par conséquent, l'opposabilité de l'hallux n'est pas nécessaire à la préhension du poil. Cela suggère donc que la perte de l'hallux opposable chez les anciens hominines ne semble pas avoir augmenté le coût énergétique des transports pour la mère et donc, que cela n'a pas été un facteur sélectif important lors de l'acquisition de la bipédie. L'*Australopithecus afarensis* juvénile était donc probablement capable de se maintenir par lui-même au poil de sa mère. Cependant, les modifications morphologiques du pied impliquées par l'apparition de la bipédie ont pu entraîner une augmentation des coûts du transport pour les juvéniles.

Les résultats de cette étude montrent aussi que le pouce ne serait pas nécessaire lui non plus à la préhension du poil de la mère durant les transports, que l'hallux n'est pas moins souvent impliqué que le pouce lors de la préhension et qu'aucune compensation du pouce ne semble nécessaire lorsque l'hallux n'est pas impliqué.

Si les résultats obtenus paraissent intéressants et pointent vers une direction qui semble supporter l'hypothèse selon laquelle l'abduction de l'hallux n'est pas absolument nécessaire lors des transports, cette étude comporte beaucoup de limites qui mériteraient un travail complémentaire, dépassant le cadre d'une maîtrise, pour confirmer cette hypothèse. Il serait utile de parfaire l'étude par l'observation d'autres espèces, phylogénétiquement plus proches de l'hominine ou dont la proportion des orteils est plus proche que celle présumée de l'*A. afarensis*. Dans cet objectif, le gorille paraît être un excellent candidat. Par ailleurs, une étude effectuée sur de plus longs trajets permettrait une meilleure comparaison des déplacements d'*A. afarensis*.

D'autre part, il serait important de définir l'implication de la mère macaque rhésus lorsqu'elle transporte son juvénile, particulièrement quand celui-ci est tout petit, dans le but de déterminer dans quelle mesure celle-ci fournit déjà une aide active dans le maintien du juvénile à son poil et si cette aide influence l'utilisation de l'hallux du juvénile. Cela permettrait de mieux

comprendre l'augmentation des coûts liés aux transports après l'apparition de la bipédie.

Enfin, les comportements ne se conservent pas et même si nous parvenons à retrouver de plus en plus de fragments qui nous permettent de mieux saisir les étapes de l'évolution, cela ne nous permet malheureusement pas automatiquement d'en déduire les comportements tant sociaux que physiques de ces hominines. L'observation des primates actuels est dès lors notre meilleur moyen de comprendre les comportements des espèces disparues qui ne nous ont laissé aucune trace tangible.

Bibliographie

- Alba, D. M., Moyà-Solà, S., & Köhler, M. (2003). Morphological affinities of the *Australopithecus afarensis* hand on the basis of manual proportions and relative thumb length. *Journal of Human Evolution*, 44(2), 225–254.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227–266.
- Altmann, J., & Samuels, A. (1992). Costs of maternal care: infant-carrying in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(6), 391–398.
- Berge, C., Penin, X., & Pellé, É. (2006). New interpretation of Laetoli footprints using an experimental approach and Procrustes analysis: preliminary results. *Comptes Rendus Palevol*, 5(3), 561–569.
- Berillon, G. (1999). Geometric pattern of the hominoid hallucal tarsometatarsal complex. Quantifying the degree of hallux abduction in early hominids. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 328(9), 627–633.
- Bérillon, G. (2000). *Le pied des hominoïdes miocènes et des hominidés fossiles: architecture, locomotion, évolution*. Paris: CNRS édition.
- Boothe, R. G., & Sackett, G. P. (1975). Perception and learning in infant rhesus monkeys. In G. H. Bourne (Ed.) *Anatomy and Physiology*. New York: Academic Press.
- Bush, M. E. (1980). The thumb of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 210–210.
- Chapais, B. (1986). Why do adult male and female rhesus monkeys affiliate during the birth season. (pp173-200) In R.G. Rawlins & M.J. Kessler (Éds), *The Cayo Santiago Macaques: History, Behavior, and Biology*. Albany: State University of New York Press.
- Dávid-Barrett, T., & Dunbar, R. I. M. (2016). Bipedality and hair loss in human evolution revisited: The impact of altitude and activity scheduling. *Journal of Human Evolution*, 94, 72–82.
- Day, M. H., & Wickens, E. H. (1980). Laetoli pliocene hominid footprints and bipedalism.

Nature, 286, 385-387.

- Deloison, Y. (1992). Empreintes de pas à Laetoli (Tanzanie). Leur apport à une meilleure connaissance de la locomotion des Hominidés fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de L'univers, Sciences de La Terre*, 315(1), 103–109.
- Deloison, Y. (2004). Les empreintes de pas de Laetoli, Tanzanie. *Biométrie Humaine et Anthropologie*, 22(1–2), 61–65.
- Drickamer, L. C. (1974). A ten-year summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatta*. *Folia Primatologica*, 21(1), 61–80.
- Dubuc, C. (2011). Stratégies de reproduction des mâles et des femelles chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*). Thèse de Doctorat. Université de Montréal.
- Duncan, A. S., Kappelman, J., & Shapiro, L. J. (1994). Metatarsophalangeal joint function and positional behavior in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(1), 67–81.
- Gebo, D. L. (1985). The nature of the primate grasping foot. *American Journal of Physical Anthropology*, 67, 269-277.
- Gebo, D. L. (1992). Plantigrady and foot adaptation in African apes: implications for hominid origins. *American Journal of Physical Anthropology*, 89(1), 29–58.
- Gomendio, M. (1990). The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratios, inter-birth intervals and suckling patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(5), 365–375.
- Haile-Selassie, Y. (2016). Introduction to KSD-VP-1/1: The Earliest Adult Partial Skeleton of *Australopithecus afarensis*. In Y. Haile-Selassie & D.F. Su (Éds). *The Postcranial Anatomy of Australopithecus afarensis* (pp. 1–12). Springer.
- Harcourt-Smith, W. E. H., & Aiello, L. C. (2004). Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *Journal of Anatomy*, 204(5), 403–416.
- Hardy, A. (1960). Was man more aquatic in the past? *New Scientist*, (7), 642–645.
- Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y. (1967). The behaviour of socially living rhesus monkeys in their first two and a half years. *Animal Behaviour*, 15(1), 169–196.
- Kramer, P. A. (1998). The costs of human locomotion: maternal investment in child transport. *American Journal of Physical Anthropology*, 107(1), 71–85.

- Kuhlmann, J. N. (2005). Mains et pieds des primates simiens: Une tentative de caractérisation morphologique. *Morphologie*, 89(285), 102–112.
- Latimer, B., & Lovejoy, C. O. (1990). Metatarsophalangeal joints of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 83(1), 13–23.
- Latimer B, & Lovejoy CO. (1990). Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 82(2), 125–33.
- Leakey, M. D., & Hay, R. L. (1979). Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 278(5702), 317–323.
- Maestriperi, D., & Hoffman, C. L. (2012). Behavior and social dynamics of rhesus macaques on Cayo Santiago. In W. Q (Éd) *Bones, genetics, and behavior of rhesus macaques*. Springer.
- Martin, P., Bateson, P. P. G., & Bateson, P. (1993). *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press.
- McHenry, H. M., & Jones, A. L. (2006). Hallucal convergence in early hominids. *Journal of Human Evolution*, 50(5), 534–539.
- Morris, D. (1967). *The naked ape*. Cape, London.
- Morton, D. J. (1924). Evolution of the human foot II. *American Journal of Physical Anthropology*, 7(1), 1–52.
- Rawlins, R. G., & Kessler, M. J. (1986). *The Cayo Santiago macaques: History, behavior, and biology*. SUNY Press.
- Ross, C. (2001). Park or ride? Evolution of infant carrying in primates. *International Journal of Primatology*, 22(5), 749–771.
- Ruxton, G. D., & Wilkinson, D. M. (2011). Avoidance of overheating and selection for both hair loss and bipedality in hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(52), 20965–20969.
- Sargis, E. J. (2001). The grasping behaviour, locomotion and substrate use of the tree shrews *Tupaia minor* and *T. tana* (Mammalia, Scandentia). *Journal of Zoology*, 253(4), 485–490.
- Schultz, A. H. (1963). Relations between the lengths of the main parts of the foot skeleton in primates. *Folia Primatologica*, 1(3–4), 150–171.
- Soule, R. G., & Goldman, R. F. (1969). Energy cost of loads carried on the head, hands, or

- feet. *Journal of Applied Physiology*, 27(5), 687–690.
- Stern Jr., J. T., & Susman, R. L. (1983). The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 279–317.
- Susman, R. L. (1983). Evolution of the human foot: evidence from Plio-Pleistocene hominids. *Foot & Ankle International*, 3(6), 365–376.
- Tanner, N., & Zihlman, A. (1976). Women in evolution. Part I: Innovation and selection in human origins. *Signs*, 1(3), 585–608.
- Tobias, P. V. (1998). Ape-like *Australopithecus* after seventy years: Was it a hominid? *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 283–308.
- Tuttle, R. H., Webb, D. M., & Baksh, M. (1991). Laetoli toes and *Australopithecus afarensis*. *Human Evolution*, 6(3), 193–200.
- Tuttle, R., Webb, D., Weidl, E., & Baksh, M. (1990). Further progress on the Laetoli trails. *Journal of Archaeological Science*, 17(3), 347–362.
- Wall-Scheffler, C. M., Geiger, K., & Steudel-Numbers, K. L. (2007). Infant carrying: the role of increased locomotory costs in early tool development. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(2), 841–846.
- Watson, J. C., Payne, R. C., Chamberlain, A. T., Jones, R. K., & Sellers, W. I. (2008). The energetic costs of load-carrying and the evolution of bipedalism. *Journal of Human Evolution*, 54(5), 675–683.
- Wheeler, P. E. (1984). The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids. *Journal of Human Evolution*, 13(1), 91–98.
- White, T. D., & Suwa, G. (1987). Hominid footprints at Laetoli: facts and interpretations. *American Journal of Physical Anthropology*, 72(4), 485–514.
- Youlatos, D. (2008). Hallucal grasping behavior in *Caluromys* (Didelphimorphia: Didelphidae): implications for primate pedal grasping. *Journal of Human Evolution*, 55(6), 1096–1101.